Vergleichende Untersuchungen zur tagesperiodischen Aktivität von 3 Geotrupesarten (Scarabaeidae)

---

von

Hermann Warnecke

Göttingen
1963

1964

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544314_0012

Vergleichende Untersuchungen zur tagesperiodischen Aktivität von 3 Geotrupesarten (Scarabaeidae).

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt
von
Hermann Warnecke
aus Peine

Göttingen 1963

D 7

Referent: Prof. Dr. G. Birukow
Korreferent: Prof. Dr. A. Pirson

Tag der mündlichen Prüfung: 26. Juni 1964

I N H A L T

Einleitung

Versuchstiere und Methoden

1) Haltung der Versuchstiere
2) Aufzucht der "Kaspar-Hauser-Tiere"
3) Versuchsmethodik
4) Auswertung und Statistik

Befunde

1) Freilandbeobachtungen
2) Vorversuche
3) Aktivität im 12/12-Stunden-Tag
4) Jahreszeitliche Aktivitätsunterschiede
5) Aktivität im phasenverkehrten Tag
   a) Umstimmung über die Lichtphase
   b) Umstimmung über die Dunkelphase
   c) Umstimmung mit verschiedenen Beleuchtungsstärken in der Hellphase
   d) Rückumstimmung
6) Aktivität in konstanten Bedingungen
   a) Dauerdunkel (DD)
   b) Dauerlicht (LL) verschiedener Intensität

Besprechung der Befunde

Zusammenfassung

Literaturverzeichnis

Einleitung

Zahlreiche Untersuchungen der letzten Jahrzehnte haben sich mit tagesperiodischen Erscheinungen bei Pflanzen und Tieren auseinandergesetzt. In jüngster Zeit ist vor allem die Frage nach ihrer endogenen Komponente und nach dem Wirkungsmechanismus der zugrundeliegenden "physiologischen Uhr" (Bünning 1963) in den Vordergrund gerückt. (Kalmus 1935, 1936; Bethe 1943, 1944; Aschoff 1960, 1962; Aschoff und Wever 1962a, 1962b; Wever 1962, 1963; Hoffmann 1963).

Als wichtiges Kriterium endogener Rhythmen gilt die sog. Spontanfrequenz eines tagesperiodischen Vorgangs, die sehr viele Organismen unter konstanten Umgebungs= bedingungen zeigen. Dabei läuft der normalerweise durch Außenfaktoren (Licht, Temperatur, etc.) synchronisierte Vorgang auch nach Ausschalten dieser"Zeitgeber" (Aschoff 1958) noch eine Zeit lang weiter, wobei sich allerdings Abweichungen von der strengen 24-stündigen Periodik zeigen, die die Bezeichnung "circadian rhythm", d.h. etwa 24 - stündige Periodik, rechtfertigen. (vergl. Halberg 1958)

Relativ wenig untersucht sind bisher solche Spontan= frequenzen der Aktivität bei Insekten (Bünning 1935a; Hempel und Brehm 1952; Hempel und Hempel 1954; Eidmann 1956; Rensing und Birukow 1959; Rensing 1961; Geisler 1961; Birukow 1963). Gerade die bisher bei Coleopteren erhobenen Befunde scheinen manchen Ergeb= nissen an verschiedenen Wirbeltierarten zu widersprechen. Aschoff (1960) forderte, daß unter konstanten Bedingungen die Spontanfrequenz bei tagaktiven Tieren mit stei= gender Lichtintensität erhöht, bei nachtaktiven dagegen erniedrigt wird. Dies Kriterium könne allgemein zur Unterscheidung licht- und dunkelaktiver Tiere herange= zogen werden.

Diese "Aschoff-Regel" (Bruce 1960) gilt anscheinend jedoch nicht ausnahmslos: Hempel und Brehm (1952) fanden bei dem nachtaktiven Carabiden Pterostichus vulgaris und dem tagaktiven Kartoffelkäfer Leptinotarsa decemlineata sowohl in Dauerhell als auch in Dauerdunkel keine Änderungen der Periodenlängen. Geisler (1960) wies für den Mistkäfer Geotrupes silvaticus im Dauerhell eine Spontanfrequenz nach, im Dauerdunkel jedoch lagen die Aktivitätsschwerpunkte stets zur gleichen Tageszeit. Nach den Ergebnissen von Birukow (1963) ist der Aktivitätsverlauf des Kornkäfers Calandra granaria in Dauerhell und Dauerdunkel ebenfalls unerwartet stark an die Ortszeit gebunden.

Es erschien daher lohnend, vergleichende Untersuchungen an geeigneten Vertretern der Coleoptera durchzuführen. Als Versuchsobjekte boten sich unsere drei häufigsten einheimischen Mistkäferarten - Geotrupes silvaticus Panz., Geotrupes stercorarius Lin. und Geotrupes vernalis Lin. - an, deren tageszeitliche Aktivität entsprechend ihrer Lebensweise sehr verschieden zu sein scheint. (Ohaus 1909; Danzer 1954; Teichert 1955). Der genaue Vergleich ihrer "normalen" Aktivitätsmuster sowie der Periodenänderungen in Dauerhell und Dauerdunkel ließ weitere Einblicke in die oben angedeuteten Zusammenhänge erwarten. Weiterhin sollte durch Aufzucht erfahrungsloser in Dauerdunkel aufgewachsener "Kaspar-Hauser-Tiere" geklärt werden, ob und inwieweit ihre endogene Tagesrhythmik erblich ist. Bei der diurnalen Aktivitätsperiodik von Insekten ist ein solcher Nachweis bisher nur für den Kornkäfer Calandra granaria erbracht worden. (Birukow 1963).

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Georg Birukow, danke ich für das Thema, seine stete Hilfsbereitschaft und für das Interesse, das er dem Fortgang meiner Untersuchungen entgegenbrachte.

Versuchstiere und Methoden

1) Haltung der Versuchstiere

Für die Versuche benutzte ich Imagines von Geotrupes silvaticus Panz., Geotrupes stercorarius Lin. und Geotrupes vernalis Lin.. Die ersten beiden Arten stammten zum größten Teil aus der unmittelbaren Umgebung Göttingens. Geotrupes vernalis, einen ausgesprochenen Sandbewohner, sammelte ich in der Lüneburger Heide, wo er in der Nähe von Parkplätzen an menschlichen Fäkalien und sonstigem Abfall häufig zu finden war. Einen Teil der Tiere verwandte ich zur Zucht und hielt die übrigen in Glasterrarien von 25 x 25 x 25 cm, die zur Hälfte mit feuchtem Torf gefüllt waren. Sie standen an einem Nordfenster und waren dem normalen Tag-Nacht-Wechsel ausgesetzt.
Die später aufgezogenen "Kaspar-Hauser-Tiere" (hinfort KH abgekürzt) lebten in einer Dunkelkammer und konstanter Temperatur von 2o ± 1° C. Gefüttert wurde je nach Bedarf mit frischem Rinderdung.

2) Aufzucht der "Kaspar-Hauser-Tiere"

Über die Biologie und besonders das Brutfürsorgeverhalten der einheimischen Geotrupesarten berichten Ohaus (19o4, 19o9a u. b, 1913, 1929), Spaney (191o, 1911), v. Lengerken (1954) und Teichert (1955, 1956, 1957, 1959) sehr eingehend. Meine Befunde entsprachen in allen wesentlichen Punkten den Beobachtungen der genannten Autoren. Im folgenden sollen daher die Zuchtmethoden nur kurz erörtert und lediglich allgemein interessierende Befunde berücksichtigt werden.

Als Zuchtbecken benutzte ich eine Betonwanne (3 x 1m lichte Weite, 1m tief), die in den Erdboden eingelassen war. Ein Drahtgitter verhinderte das Entweichen der

Käfer, und ein Glasdach schützte sie vor zu hoher Feuchtigkeit. Das Zuchtbecken wurde zu 3/4 mit Sand gefüllt und durch zwei Zwischenwände in drei Abteilungen aufgeteilt. Jede Abteilung besetzte ich mit 1oo Käferpaaren, die im Durchschnitt pro Fortpflanzungsperiode 2oo - 3oo Brutballen bauten und mit je einem Ei belegten. Für die Herstellung der Brutballen bot ich den Tieren frischen Rinderdung in ausreichender Menge, der von allen drei Arten gern angenommen wurde. Kurz vor Beendigung der Entwicklung brachte ich die Tiere, die sich im Inneren der Brutballen befanden, in eine Dunkelkammer und hielt sie dort im Thermoschrank bei einer konstanten Temperatur von 16° C. Es war am zweckmäßigsten, die Dungballen während der Puppenruhe der Käfer auszugraben, da die von den Larven angelegten Puppenwiegen sehr feste Wandungen haben und gegen Beschädigung relativ unempfindlich sind. Sobald die Imagines zu schlüpfen begannen, suchte ich die Zuchtgefäße innerhalb des Thermoschrankes in unregelmäßigem Wechsel und bei völliger Dunkelheit nach Jungkäfern ab und setzte diese in größere, zur Hälfte mit feuchtem Torf gefüllte Glasterrarien. Als Futter bot ich Rinderdung.

Fortpflanzungszeit:

Geotrupes stercorarius begann gegen Ende März, fast unmittelbar nach Beendigung der Winterruhe, zu brüten. Von diesem Zeitpunkt ab fand ich dann bis in die zweite Hälfte des Juni hinein Käfer, die mit der Anlage von Brutbauten beschäftigt waren.
Die Brutzeit von Geotrupes silvaticus erstreckte sich von Anfang Mai bis Mitte Juli, und die Fortpflanzungsperiode von Geotrupes vernalis war mit knapp zwei Monaten, von Anfang Juli bis in die zweite Augusthälfte hinein, am kürzesten.

Entwicklungszeit:

Die gesamte Entwicklungszeit umfaßte die Embryonalentwicklung, drei Larvenstadien und ein Puppenstadium. Sie dauerte für alle drei untersuchten Arten lo-14 Monate. Wurden die Zuchtgefäße in Zimmertemperatur aufbewahrt, so war der Streubereich der Schlupftermine der Käfer geringer; - die Entwicklung vom Ei bis zur Imago dauerte in diesem Falle lo-ll Monate. Für die Embryonalentwicklung braucht Geotrupes stercorarius nach Teichert (1955) bei einer Temperatur von 16° C 15 - 18 Tage. Bei gleichen Temperaturen schlüpfen die Larven von Geotrupes silvaticus im Mittel nach 14 Tagen, während Geotrupes vernalis bereits nach 8-lo Tagen die Embryonalentwicklung abgeschlossen hatte. Von den drei Larvenstadien währte bei allen drei Arten das letzte weitaus am längsten. Mit 13o - 26o Tagen zeigten sich auch die größten Unterschiede in der Dauer. Die Puppenruhe betrug mindestens drei, höchstens vier Wochen. Nach dem Schlüpfen blieben die Käfer noch einige Tage bis zum Erhärten des Chitinpanzers in der Puppenwiege und erschienen dann an der Oberfläche.

3) Versuchsmethodik

Als Meßgröße der Periodik diente die lokomotorische Aktivität der Käfer. Sie wurde im Prinzip auf ähnliche Weise bestimmt wie bei Geisler (1961). (vergl. Abb. 1)

Abb. 1: Teil der Versuchsapparatur: Zentral auf einer Achse gelagerte Laufkäfige (L) mit zu- (z) und ableitenden (a) elektrischen Kontakten.

Die Tiere liefen in einem zentral auf einer Achse gela= gerten Aktographenkäfig von 18 x 2 x 2 cm. Jeweils 1,5 cm von jedem Ende des Käfigs entfernt wurde eine lo mm hohe Querwand eingezogen. In die entstandenen kleinen Felder klebte ich Schaumgummistückchen, die als Wasserreservoir dienten; - dadurch war es möglich, die Käfer lo - 14 Tage ununterbrochen in den Wippen zu halten. Jeweils acht Aktographen registrierten gleich= zeitig in einem Thermoschrank in einer Dunkelkammer. Die Ausschläge der Wippen öffneten bzw. schlossen den Stromkreis einer 6-Volt-Batterie und steuerten so die elektromagnetischen Schreibhebel. Ein Zeitschreiber markierte außerdem die vollen Stunden. Der Vorschub des Registrierpapiers war mit 1,6 mm/min so eingestellt, daß die Ausschläge des Schreibhebels stets einzeln ausgezählt werden konnten (vergl. Abb. 2). Ein Hebel= ausschlag gilt hinfort als Aktivitätseinheit.

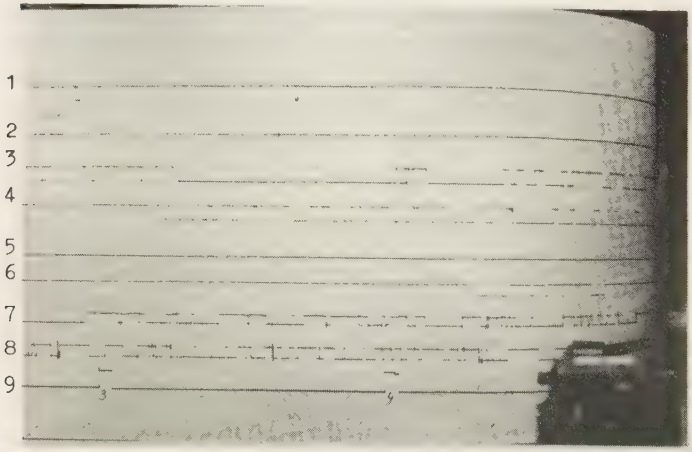

Abb. 2: Aktogrammbeispiel: 1 - 8: Aktogramme von Einzeltieren; Auf der Zeitmarkierung 9 ent= spricht der Abstand 3 - 4 einer Stunde.

Während der Versuchsdauer erhielten die Käfer kein Futter. Eine Geräuschisolation der Versuchsapparatur war bei den gegebenen Raumverhältnissen leider nicht möglich. Kontrollversuche zeigten jedoch, daß regelmäßig sich wiederholende Geräusche den Aktivitätsverlauf nicht beeinflussen.
Als Lichtquelle für alle Versuche im künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel bzw. im Dauerlicht diente eine Glühbirne von loo Watt. Licht erhielten die Registrierkäfige durch eine Glastür des Thermoschrankes; ein vorgeschalteter Transparentschirm sorgte dabei für dessen gleichmäßige Ausleuchtung. Durch Veränderung des Abstandes Lichtquelle - Glastür ließ sich die Beleuchtungsstärke innerhalb des Thermoschrankes verändern. Sie wurde in unmittelbarer Nähe der Laufkäfige mit einem Luxmeter, dessen Meßbereiche von 0 - loo und von loo - looo lx reichten, bestimmt. Für sehr geringe Intensitäten benutzte ich ein Multiflexgalvanometer. Die 1 mm starken Astralonwände der Laufkäfige absorbierten rund lo% der einfallenden Lichtmenge.

4) Auswertung und Statistik

Als Maß für die lokomotorische Aktivität verwandte ich die Zahl der einzelnen Registrierausschläge je Stunde. Für die Berechnung relativer Aktivitätswerte wurde die Summe der Registrierausschläge einer Aktivitätsperiode = loo% gesetzt; die relativen Stundenwerte bestimmte ich in Prozenten davon. Abweichungen von diesem Verfahren sind im Text besonders erwähnt und begründet. Zur Bestimmung von Periodenlängen wählte ich den absolut höchsten Stundenwert einer Einzelperiode (Aktivitätsspitze) als Bezugspunkt und errechnete den mittleren Abstand entsprechender Maximalwerte aus allen Einzelmessungen einer Versuchsgruppe. Diese Methode erwies sich bei der Auswertung aller gemessenen Perioden (n = 1867) als die genaueste.

Da das Aktivitätsverhalten der Käfer unter identischen Versuchsbedingungen relativ gut übereinstimmte, behandelte ich die von mehreren Tieren der gleichen Art gewonnenen Einzelwerte als statistische Einheit.

Für die mittleren Periodenlängen errechnete ich eine Streuung nach:

$$1)\quad S = \pm \sqrt{\frac{(P - \bar{P})}{(n - 1)}}$$

n = Anzahl aller zur Berechnung herangezogenen Perioden,
$(P - \bar{P})$ = Summe aller Abweichungen vom Mittelwert.

Je zwei Mittelwerte prüfte ich mit dem t-Test auf einen signifikanten Unterschied:

$$2)\quad t = \frac{\bar{P}_1 - \bar{P}_2}{S_d} \sqrt{\frac{n_1 \; n_2}{n_1 + n_2}}$$

$\bar{P}_1$ = erster Mittelwert, $\bar{P}_2$ = zweiter Mittelwert,
$n_{1,2}$ = Anzahl der Perioden aus denen $\bar{P}_{1,2}$ errechnet wurden.

$$3)\quad S_d = \sqrt{\frac{(P_1 - \bar{P}_1) + (P_2 - \bar{P}_2)}{n_1 + n_2 - 2}}$$

Befunde

1) Freilandbeobachtungen

Geotrupes silvaticus bevorzugt als natürliches Biotop Laub- und Nadelwälder. Hier findet man die Käfer, wenn das Nahrungsangebot (Exkremente, Pilze, Abfälle, etc) genügend groß ist, überall sehr häufig.
Die Tiere suchen chemotaktisch ihre Nahrungsquellen - vorzugsweise frische Exkrementhaufen - auf und graben meistens unmittelbar unter dem Kot Nahrungs- oder Wohnröhren bzw. - zur Fortpflanzungszeit - ihre Brutbauten Wie schon Danzer (1956a) und Geisler (1961) beschreiben, lassen sich beim Waldmistkäfer im Laufe eines Tages zwei Aktivitätsmaxima unterscheiden. Das erste liegt am Vormittag, das zweite am späten Nachmittag. Während die Käfer vormittags meistens in ihren Wohnröhren oder direkt unter den Exkrementen sitzen und fressen, kann man nachmittags oft fliegende oder lebhaft auf dem Erdboden umherlaufende Tiere, die nach neuer Nahrung suchen, fangen.

Geotrupes stercorarius besiedelt die gleichen Biotope wie der Waldmistkäfer, findet sich aber außerdem noch auf Viehweiden und offenen Flächen, sofern nur ausreichende Mengen an frischen Exkrementen vorhanden sind. (Vergl. auch Teichert (1955). Die Käfer führen eine ausgesprochen nächtliche Lebensweise, worauf bereits Ohaus (1909) hinweist. Ich fand die Tiere während des Tages nur am Grunde ihrer Wohnröhren in Ruhestellung. Die Bauten sind genau wie bei Geotrupes silvaticus meist direkt unter Exkrementen angelegt.

Das Verhalten von Geotrupes vernalis weicht in vieler Hinsicht von dem der beiden anderen Arten ab. Die Käfer leben ausschließlich auf Sandböden und bevorzugen

offensichtlich höhere Temperaturen als die anderen. Sie entfalten ihre höchste Aktivität im Verlaufe von 24 Stunden in der warmen Mittagszeit und laufen besonders bei Sonnenschein lebhaft umher. Das höhere Wärmebedürfnis äußert sich auch darin, daß Geotrupes vernalis im Frühjahr später als die übrigen Geotrupesarten erscheint und sich im Herbst verhältnismäßig früh zur Überwinterung eingräbt. (Vergl. Teichert 1959). Die Käfer legen sich ebenfalls Nahrungsvorräte im Boden an, allerdings fast nie direkt unter den Exkrementen, sondern in einiger Entfernung davon. Das gleiche gilt auch für die Brutbauten.

2) Vorversuche

Bei der Beobachtung der Käfer im Glasterrarium zeigte sich bei Geotrupes silvaticus, daß die Amplitude des ersten Maximums der lokomotorischen Aktivität sehr stark vom jeweiligen Futterangebot abhing. Um diese Verhältnisse näher zu untersuchen setzte ich loo Käfer in ein zur Hälfte mit Torfmull gefülltes Terrarium und zählte um lo und um 18 Uhr, d. h. etwa zur Zeit der Aktivitätsmaxima, die Tiere, die auf der Oberfläche umherliefen.

Tab. 1: Anzahl der auf der Erdoberfläche umherlaufenden Käfer zur Zeit der Aktivitätsmaxima am 1. - 16. Tage nach der Fütterung.

Versuchstag		1.	4.	8.	12.	16.
Ortszeit	lo h	14	25	37	71	85
	18 h	73	75	76	83	81

Wie Tab. 1 belegt, erschienen am ersten Tage nach der Fütterung mit frischem Rinderdung am Vormittag nur

wenige Käfer, während gegen Abend über 7o% aller Tiere lebhaft umherliefen. Bereits nach einer Woche war das Morgenmaximum bis zur Hälfte des Abendmaximums angewachsen, und hatte es nach 14 Tagen fast erreicht. Diese Befunde bestätigten sich später auch bei der Registrierung im Aktographen: Je hungriger die Käfer waren, desto stärker prägte sich das erste Maximum der Laufaktivität gegenüber dem zweiten etwa gleichbleibenden aus.
Die Befunde zeigen, daß die beiden spontan auftretenden Maxima biologisch nicht gleichwertig sind: Zur Zeit des ersten Maximums nimmt Geotrupes silvaticus normalerweise Nahrung auf, ohne dabei große Ortsveränderungen vorzunehmen, während die Tiere am Nachmittag neue Nahrungsquellen aufsuchen. Der Hunger aktiviert daher den ersten Gipfel der Aktivität wesentlich stärker als den zweiten. Einen stark innenbedingten "Not- oder Hungerrhythmus" fand auch Birukow (1963) bei der negativen Geotaxis des Kornkäfers Calandra granaria: In mit Korn gefüllten Standgläsern führten die Tiere erst dann tagesperiodische Vertikalwanderungen aus, wenn die Ernährungsbedingungen ungünstig wurden.

Einfluß der unnatürlichen Versuchsbedingungen

Geislers (1961) Befunde zur Aktivitätsperiodik von Geotrupes silvaticus stimmen zwar im wesentlichen mit meinen eigenen überein, weichen jedoch in zahlreichen Einzelheiten davon ab. Die Unterschiede beruhen vermutlich auf der verschiedenen Versuchstechnik: Die Käfer benötigen zur Gewöhnung an den Versuchskäfig mindestens zwei Tage. Das Aktogramm läßt sich daher frühestens vom dritten, meist erst vom vierten Tag an verwerten. Abb. 3 zeigt den Verlauf der Aktivität bei Geotrupes silvaticus an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen.
Die Registrierung begann unmittelbar nach dem Einsetzen

des Tieres in die Wippe am 2. 4. 1962 um 18 Uhr.

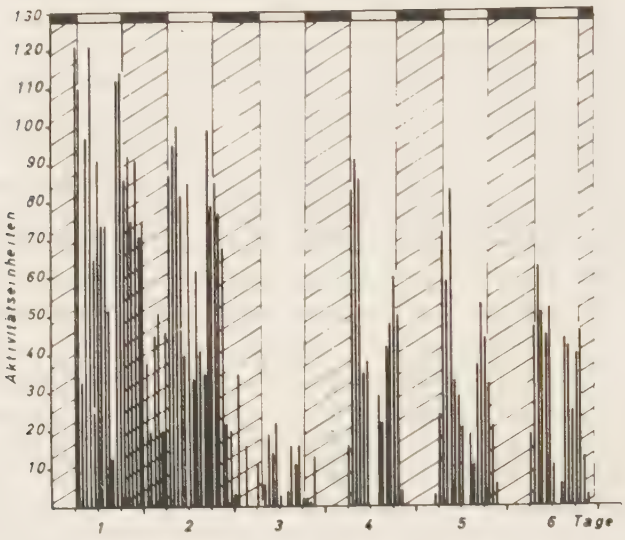

Abb. 3: Aktivität im 12/12-Std.-Tag von Geotrupes silvaticus aufgezeichnet unmittelbar nach dem Einsetzen des Käfers in die Versuchsapparatur. Hellphase von 6 - 18 Uhr; 4oo lx; 2.4. - 7.4. 62
Ordinate: Aktivitätseinheiten je Stunde.
Abszisse: Tage

Am ersten Versuchstage ist der Käfer fast ununterbrochen aktiv; die beiden Maxima sind zwar zu erkennen, doch prägt sich das Minimum während der Mittagszeit und besonders die Ruhephase in der Dunkelheit sehr wenig aus. Am zweiten Tag ist das Aktivitätsmuster ähnlich, am dritten sinkt die Gesamtaktivität meist sehr starkab. Erst vom vierten Versuchstage an bildet sich ein relativ gleichbleibender Aktivitätsverlauf aus. In entsprechender Weise verhielten sich alle Tiere, deren Aktivität sofort nach dem Ein= setzen in die Wippen registriert wurde. Sofern nicht

eine besondere Fragestellung die Aufzeichnung der Aktivität ab ersten Tag erforderte, wurden stets Protokolle ab vierten Versuchstag für die Auswertung herangezogen.

3) Aktivitätsverlauf im 12/12-Stunden-Tag

In Abb. 4 a-c ist als Beispiel je eine Summenkurve der lokomotorischen Aktivität der drei untersuchten Geotrupesarten im 12/12-Std.-Tag dargestellt. Die Beleuchtungsstärke in der Hellphase (7 - 19 Uhr) betrug 4oo lx. Allen drei Arten gemeinsam sind folgende Merkmale des Aktivitätsmusters:

a) Bei gegebenen Lichtverhältnissen lassen sich der Aktivitätsbeginn und die Lage der Maxima sehr genau bestimmten Phasen des Zeitgebers (Hell-Dunkel-Wechsel) zuordnen.
b) Im Verlaufe einer Periode kann man eine Ruhezeit sehr scharf von einer Aktivitätszeit unterscheiden.
c) Während der Ruhephase sind die Käfer vollständig inaktiv.
d) In der Aktivitätsphase lassen sich je zwei Maxima und ein Minimum erkennen.

Geotrupes silvaticus beginnt eine Stunde vor dem Einschalten der Lampe aktiv zu werden. Zwischen 8 und lo Uhr liegt ein erstes Aktivitätsmaximum, dessen Amplitude aus vorher erwähnten Gründen erheblich schwanken kann. Während der Mittagszeit bewegen sich die Käfer nur sehr wenig oder ruhen - wie im vorliegenden Beispiel - völlig. Ein zweiter Aktivitätsgipfel erscheint gegen 18 Uhr. (Abb. 4c).

Geotrupes vernalis ist ebenfalls tagaktiv. (Abb. 4b) Die Aktivität verlief bei sieben weiteren Tieren in gleicher Weise: Einem langsamen Ansteigen der Aktivität bis zu einem Maximum zwischen lo und 12 Uhr folgt ein

Minimum am frühen Nachmittag und ein zweites Maximum gegen 18 Uhr. Das Ausschalten der Lampe beantworten die Käfer mit einem steilen Abfall der Aktivität.

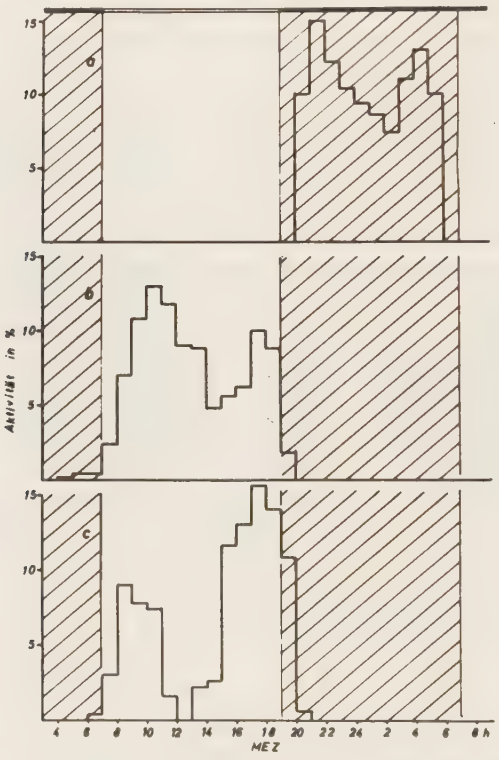

Abb. 4 a-c: Laufaktivität/Std. in % der Gesamtaktivität
Summenkurven aus mehreren aufeinanderfolgenden Aktivitätsperioden eines Einzeltieres.
a) Geotrupes stercorarius (19.-21.5. 1963)
b) Geotrupes vernalis (19.-21.5. 1963)
c) Geotrupes silvaticus (5.12.- 11.12. 1962)

Geotrupes stercorarius (Abb. 4a) verhält sich dagegen wie ein ausgesprochenes Nachttier: Die Aktivität beginnt etwa eine Stunde nach Einbruch der Dunkelheit und steigt dann sehr schnell bis zu einem ersten Maximum zwischen 21 und 22 Uhr an. Dem langsamen Abfall mit einem Minimum gegen 2 Uhr folgt ein zweites Maximum gegen fünf Uhr morgens.

4) Jahreszeitliche Aktivitätsunterschiede

Diese Grundmuster der Aktivität finden sich bei allen drei Arten im Laufe des ganzen Jahres wieder. Jahreszeitliche Aktivitätsunterschiede, wie sie Geisler (1961) für den natürlichen, jahreszeitgemäßen Tag-Nacht-Wechsel beschrieb, verändern dieses Grundmuster im künstlichen Belichtungswechsel und sonst konstanten Umgebungsbedingungen nur geringfügig und zwar hauptsächlich, indem Beginn und Ende der aktiven Phase in die vorhergehende bzw. nachfolgende Dunkelphase verschoben werden. Die zeitliche Lage der Extremwerte bleibt dagegen unter diesen Bedingungen das ganze Jahr über an bestimmte Phasen des Licht-Dunkel-Wechsels gebunden.

Im Gegensatz zum Aktivitätsmuster ist jedoch die Gesamtaktivität stärkeren jahreszeitlichen Veränderungen unterworfen (Geisler 1961). So ist die Aktivitätsmenge einer 24-Std.-Periode während der Fortpflanzungszeit etwa doppelt so groß wie zur Zeit des Reifungsfraßes im Frühjahr und im Herbst.

5) Inversion der Hell-Dunkel-Phasen

Den Umstimmungsverlauf im phasenverkehrten Tag prüfte ich bei Geotrupes silvaticus zur Klärung folgender Fragen:

Wie verläuft die Umstimmung nach einmaliger Verlängerung a) der Lichtzeit, b) der Dunkelzeit um jeweils 12 Stunden, und c) welchen Einfluß hat die Lichtintensität der in= versen Hellphase auf den Verlauf der Umstimmung?

a) Verlängerung der Lichtphase

Acht Käfer lebten zunächst in einem 12/12-Std.-Tag. Die Beleuchtungsstärke während der Lichtphase von 7 - 19 Uhr betrug 4oo lx. Von 19 - 7 Uhr wurde der Versuchsraum völlig verdunkelt. Verlängerte ich die Lichtzeit einmal um 12 Stunden, so entsprach der Ak= tivitätsverlauf bei allen untersuchten Tieren dem Beispiel der Abb. 5a und 6a.
In Abb. 5a sind die während der Umstimmung insgesamt gemessenen Aktivitätseinheiten pro Stunde aufgetragen. Der erste Versuchstag zeigt den üblichen Aktivitätsver= lauf eines Normaltages mit einem Maximum zwischen 9 und lo Uhr und einem zweiten gegen 18 Uhr. Der fol= gende Tag zeigt zunächst das gleiche Bild. Das Andauern der Lichtphase löst jedoch unmittelbar nach dem Abend= maximum einen neuen Aktivitätsschub aus, der monophasisch und mit einer gegenüber dem Normaltag um etwa ein Drittel erhöhten Gesamtaktivität verläuft. Mit Beginn der ersten inversen Dunkelphase sinkt die Aktivität sehr schnell auf Null ab. Bereits vier Stunden vor dem erneuten Beleuchtungsbeginn werden die Käfer wieder aktiv. Das Einschalten der Lampe beantworten sie mit einem steilen Anstieg der Aktivität mit einem Maximum zwischen 21 und 23 Uhr; es folgt dann ein Minimum und gegen 6 Uhr ein zweites Maximum. Subjektiv liegen die Maxima also schon nach einer Umstimmungszeit von nur 24 Stunden wieder zur "richtigen Zeit". Nach 48 Stunden hat sich auch der Aktivitätsbeginn der neuen Phasenlage angepaßt. Die Gesamtaktivität, die während der Umstimmung erhöht war, erreicht am vierten oder fünften Umstimmungstage wieder den Wert eines Normaltages.

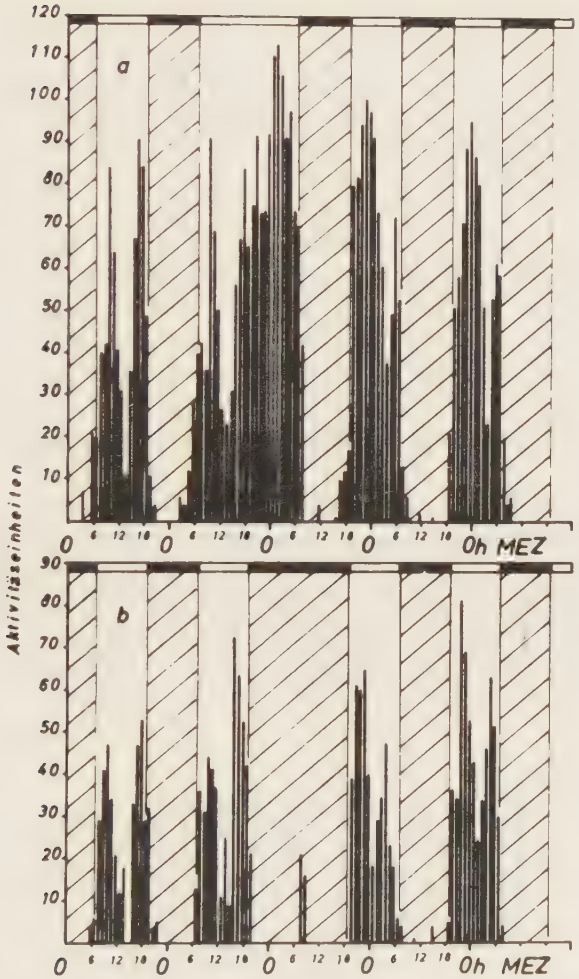

Abb. 5a-b: Aktivität von Geotrupes silvaticus nach Inversion des 12/12-Std.-Tages a) durch Verlängerung der Hellphase um 12 Std. (22.11.-26.11. 1963) b) ebenso der Dunkelphase (3o.7.- 3.8. 1963). Beleuchtungsstärke in der Hellphase 4oo lx. Ordinate: Registrierausschläge je Stunde. Abszisse: Uhrzeiten.

In Abb. 6a ist bei gleichen Versuchsbedingungen die Aktivität pro Stunde in % der Gesamtaktivität pro Periode ausgedrückt. Neben dem genauen Umstimmungsver= lauf veranschaulicht sie vor allem, daß die relativen Stundenwerte innerhalb des Periodenmusters annähernd gleich bleiben.

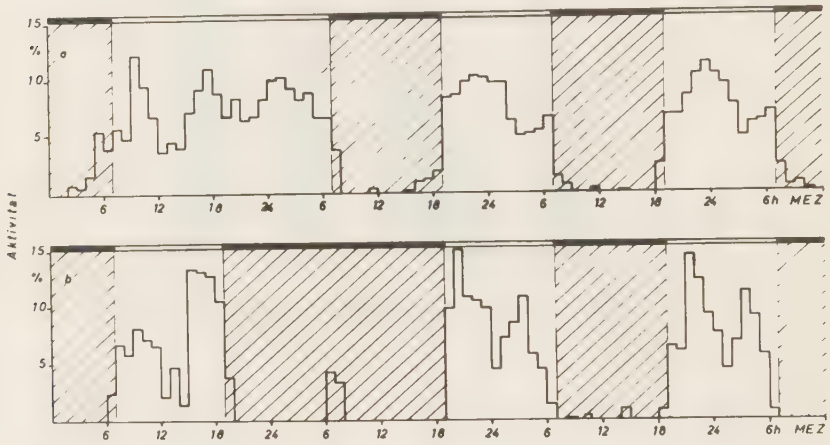

Abb. 6a,b: Umstimmung auf den inversen Tag a) durch Ver= längerung der Hellphase um 12 Stunden (23.11.- 26.11. 1962), b) ebenso der Dunkelphase (31.7.- 3.8. 1963). Ordinate: Aktivität/Std. in % der Gesamtaktivität/Periode.

b) Verlängerung der Dunkelphase

Acht weitere Versuchstiere, von denen Abb. 5b und 6b abermals Beispiele bringen, wurden nach gleicher Vor= behandlung durch Verlängerung der Dunkelphase umgestimmt.

Der Aktivitätsverlauf unterscheidet sich grundlegend von dem nach Verlängerung der Hellphase: Am Ende der letzten Dunkelphase, der normalerweise die Hellphase folgen würde , steigt die Aktivität zwar erneut etwas an, sie wird jedoch durch die Verlängerung der Dunkel= phase rasch unterdrückt, offenbar weil der nächste fällige Lichtreiz ausbleibt. Die Ruhephase der Käfer verlängert sich bis zum Einschalten der Lampe um 19 Uhr. Die folgende Aktivitätsphase ist jedoch bereits zweigipflig und verläuft auch sonst durchaus typisch. Am zweiten Umstimmungstag beginnt die Aktivität wieder etwas vor "Licht-an". Auch hier hat sich also der Rhyth= mus nach 24, spätestens aber nach 48 Stunden vollständig den veränderten Hell-Dunkel-Verhältnissen angepaßt.

Während die Umstimmungs<u>dauer</u>, gleich ob die Hell- oder die Dunkelphase verlängert wurde, unerwarteter Weise übereinstimmt, scheint der Umstimmungs<u>modus</u> in erster Linie vom Faktor Licht bestimmt zu sein. Daher prüfte ich als nächstes die Umstimmung von je acht Käfern bei zwei geringeren Beleuchtungsstärken in der Hellphase.

c) Einfluß der Lichtintensität

Betrug die Beleuchtungsstärke in der Hellphase (Licht 6 - 18 Uhr im Normaltag, 18 - 6 Uhr im Inverstag) 5o lx, so prägte sich bei allen Tieren die Aktivitätsperiodik im Normaltag und Inverstag ebensogut wie bei 4oo lx aus. Auch hier seien die Befunde an Hand eines Beispieles (Abb. 7 und 8a,b) erörtert.
Am ersten und zweiten Versuchstage mit normalen Licht= verhältnissen sind Ruhe- und Aktivitätsphasen gut von= einander getrennt; der Aktivitätsverlauf ist abermals diphasisch. Die Käfer sind vorwiegend in der Hellphase aktiv; Beginn und Ende der Aktivität liegen in der vorhergehenden bzw. in der nachfolgenden Dunkelphase. Die erste inverse Hellphase löst eine relativ kurze

Aktivitätsperiode von 13 bis 16 Stunden Dauer aus (Abb.7). Während dieser Zeit sind die Käfer fast ununterbrochen aktiv; danach folgt eine Phase relativer Ruhe von 2 - 3 Std.

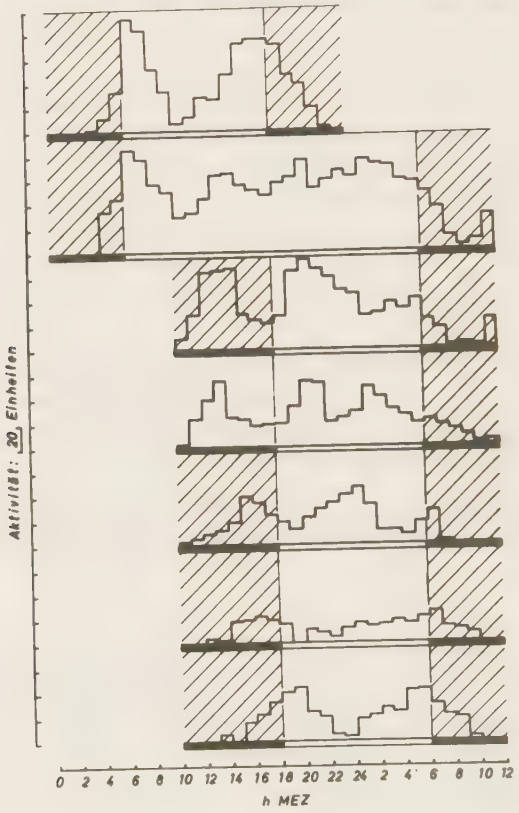

Abb. 7: Umstimmungsverlauf eines Einzeltieres von Geotrupes silvaticus bei 5o lx Beleuchtungsstärke in der Hellphase des normalen (6 - 18^h) und des inversen (18 - 6^h) Tages. (18. 7.- 24. 7. 1963).

Der Beginn der nächsten Aktivitätsphase verzögert sich um etwa sechs Stunden, so daß das ursprüngliche Morgen= maximum am frühen Nachmittag und das Abendmaximum zwi= schen 21 und 23 Uhr liegen. Die Länge dieser und der nächsten Periode beträgt etwa 24 Stunden. An den drei folgenden Tagen verzögert sich aber der Aktivitätsbeginn jeweils um ungefähr zwei Stunden, so daß erst mit dem Beginn des siebten Umstimmungstages die phasengerechten Beziehungen zwischen Licht und Aktivität wieder herge= stellt sind.
Bei 7 von den 8 Käfern erscheint bereits vom 2. Umstim= mungstage an ein kleineres Aktivitätsmaximum, dessen zeitliche Lage mit dem subjektiven Abendmaximum des voll umgestimmten Tieres übereinstimmt. Das Aktivitätsmuster weist daher am 2., 3., 4. und in einem Falle auch noch am 5. Umstimmungstage drei Gipfel auf wobei die beiden letzteren schließlich miteinander verschmelzen. Die Gesamtaktivität vermindert sich während der Umstimmung ständig und erreicht am 5. Tage ihr Minimum, danach steigt sie langsam wieder an.

Wurde den Tieren eine Beleuchtungsstärke von o,5 lx in der Hellphase geboten, so ergab sich ein wesentlich ande= res Bild: 5 Tiere lösten sich völlig von dem Licht- Zeit= geber und liefen mit einer von der streng 24-stündigen abweichenden Frequenz von f = 1/24,3 bis f = 1/24,7. Sowohl im normalen Tag (Licht von 7 - 19 Uhr) als auch im INverstag (Licht von 19 - 7 Uhr) war der Rhythmus mit dem Zeitgeber nicht synchronisiert. Wie Abb. 8 a zeigt, liegen die Aktivitätsanfänge bzw. die Extremwerte jeden Tag etwas später. So beginnt am ersten Versuchstage die Aktivität zwischen 6 und 7 Uhr, am 8. dagegen zwi= schen 11 und 12 Uhr. Am vierten Versuchstage verlängerte ich die Hellphase um 12 Stunden; auch diese Veränderung hatte keinen Einfluß auf die Spontanfrequenz.

Wie Abb. 8b belegt, kann jedoch der Aktivitätsverlauf eines Einzeltieres auch bei o,5 lx noch gut mit dem Zeitgeber synchronisiert sein. Dieses Tier folgte sinngemäß auch seiner Phasenverschiebung; leider ließ sich der weitere Umstimmungsverlauf nicht mehr verfol= gen, da dieses Tier am 6. Versuchstage verendete.

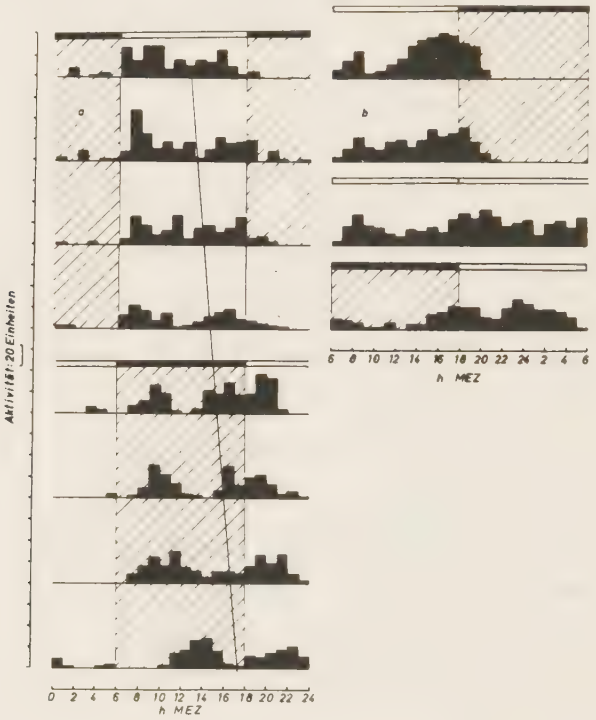

Abb. 8a,b: Umstimmungsverlauf zweier Einzeltiere von Geotrupes silvaticus bei o,5 lx Beleuchtungs= stärke in der Hellphase des normalen ($7\text{-}19^h$) und des inversen ($19\text{-}7^h$) Tages.
a) 2.4.-9.4. 1963 b) 4.4.-7.4. 1963

Die Aktivität eines weiteren Tieres verlief in unregel=
mäßig aufeinanderfolgenden Schüben. Sie ließen sich mit
Sicherheit weder einer bestimmten Phase des Licht- Dun=
kel-Wechsels zuordnen, noch als eine Spontanfrequenz
deuten. Das Tag-Nacht-Verhältnis der Beleuchtungsstärke
von o,5 zu O lx kommt demnach offensichtlich einem
Schwellenwert nah, den das Tageslicht erreichen muß,
um als Zeitgeber wirken zu können. Weitere Untersuchun=
gen der Aktivität in diesem Grenzbereich sind geplant.

Aus den Befunden dieser drei Versuchsreihen lassen sich
folgende Gesetzlichkeiten der Umstimmung von Geotrupes
silvaticus auf einen phaseninversen Tag ableiten:

1) Die Dauer der Umstimmung wird von der Lichtintensität
   der Hellphase bestimmt; je niedriger diese ist, umso
   länger ist die Umstimmungszeit.
2) Die "richtige " Phasenlage wird schrittweise erreicht,
   indem verschieden lange Perioden aufeinanderfolgen.
3) Das Grundmuster der Aktivität bleibt auch während der
   Umstimmung erhalten. Eine Auflösung der Rythmik ist
   nicht zu beobachten.

d) Rückumstimmung

Versetzt man Tiere, die sich bei 5o lx Tagesbeleuchtungs=
stärke nach 6 Tagen auf den Inverstag umgestimmt hatten,
wieder in den Normaltag, so sind sie bereits nach 2 - 3
Tagen wieder voll rückumgestimmt. Beläßt man sie dagegen
länger als vier Wochen im inversen Tag, so dauert die
Rückumstimmung auf den normalen Tag ebensolange wie vor=
her die Anpassung an den phasenverkehrten Tag. Demzufol=
ge scheint die Phasenanpassung an den Inverstag am Anfang
noch labil zu sein; erst später festigt sie sich zunehmend.

6) Aktivität der erfahrungslosen Kaspar-Hauser-Tiere in Dauerdunkel

Die erfahrungslosen Kaspar-Hauser-Tiere (KH abgekürzt) der drei Arten Geotrupes silvaticus, Geotrupes stercorarius und Geotrupes vernalis lebten vom Ei ab in Dauerdunkel (DD), wurden in völliger Dunkelheit in die Wippen eingesetzt und dort während des 14-tägigen Versuchs belassen. Zum Vergleich liefen Versuche mit Normaltieren (N), die aus dem 12/12-stündigen Normaltag in Dauerdunkel kamen.

Bei allen in Dauerdunkel aufgewachsenen Tieren ist das typische diphasische Aktivitätsmuster bereits am Schlüpftage voll ausgebildet. Fast 95% der insgesamt 198 ausgewerteten Einzelkurven zeigten, unabhängig von der Artzugehörigkeit, zwei eindeutige Aktivitätsmaxima.

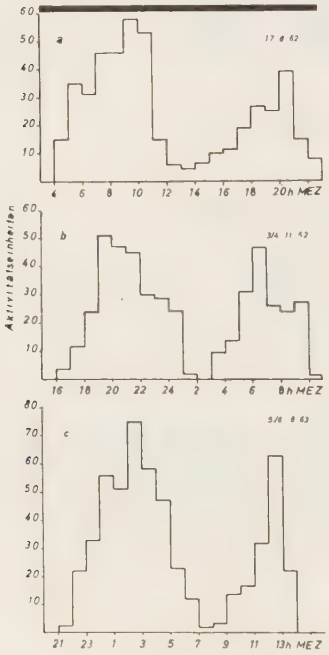

Abb. 9a-c: Aktivitätsmuster eines KH von Geotrupes silv. in DD a) kurz nach dem Schlüpfen am 17.8. 1962
b) 3/4.11. 1963
c) 5/6. 8. 1963

Wie Abb. 9a-c als Beispiele belegen, erhält sich das Aktivitätsmuster in Dauerdunkel wohl beliebig lange. Normalerweise schlüpfen die Käfer gegen Ende Juli aus der Puppe, beginnen einen Reifungsfraß, überwintern dann im Erdboden, schreiten im nächsten Jahr zur Fort= pflanzung und sterben bald darauf ab. Das typische Aktivitätsmuster überdauert demnach in konstanten Be= dingungen das ganze Imaginalleben des Käfers. An auf= einanderfolgenden Tagen scheint die Gesamtaktivität der KH-Tiere außerdem in einem etwa 3 - 5-tägigem Rhythmus zu schwanken (Abb. 10a-c).

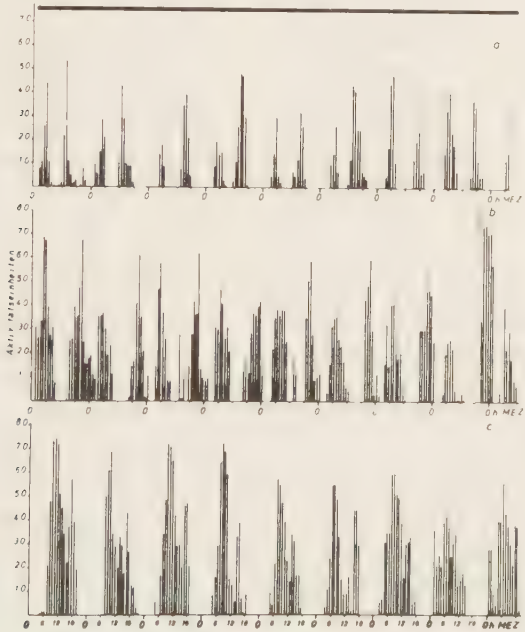

Abb. 10a-c: Laufaktivität je eines Einzeltieres in DD.
a) Geotrupes silvaticus (22.3.-30.3. 1963)
b) Geotrupes stercorarius (17.5.-25.5. 1963)
c) Geotrupes vernalis (17.5.-25.5. 1963)

Das gleiche Verhalten zeigen auch die Kontrolltiere. Ob hier ein weiterer endogener oder exogener Rhythmus sich dem spontan ablaufenden tageszeitlichen überlagert, kann noch nicht entschieden werden; weitere Versuche dazu sind geplant.

Ebenso wie bei den Kontrollen, die zuvor im 12/12-stündigen Tag gelebt hatten, zeigten sich auch bei den KH-Tieren jahreszeitliche Schwankungen der Aktivität:

Tab. 2: Mittlere Anzahl der Aktivitätseinheiten/Periode ($\bar{M}$) im Frühjahr (F), Sommer (S) und Spätherbst (H) von KH-Tieren im Dauerdunkel. n = Anzahl ausgewerteter Perioden.

	Geotr. silv.		Geotr. sterc.		Geotr. vern.	
	$\bar{M}$	n	$\bar{M}$	n	$\bar{M}$	n
F	192	28	321	16	361	16
S	283	24	430	32	397	32
H	225	56	352	25	344	25

Wie Tab. 2 belegt, ist die Aktivitätsmenge der beiden Versuchsgruppen im Frühjahr und im Herbst annähernd gleich groß, zur Zeit der Fortpflanzung aber im Durchschnitt höher. Die Periodenlängen aller KH- und N-Tiere wichen, wie erwartet, in DD mehr oder weniger stark von der genau 24-stündigen ab; bei diesen Spontanfrequenzen zeigten sich artspezifische Unterschiede, die erst weiter unten besprochen werden sollen. Ein weiteres auffälliges Merkmal der Periodik von KH-Tieren war, daß ihre Aktivitätsanfänge bzw. Minima und Maxima bei Versuchsbeginn regellos zu verschiedenen Uhrzeiten auftraten, während die N-Tiere (Kontrollen) sich zumindest in den ersten Versuchstagen weit einheitlicher verhielten. Tab. 3

Tab. 3: Die zeitliche Lage des Aktivitätsbeginns (A h MEZ) von KH- und Normaltieren im Dauerdunkel am vierten Versuchstage.

Geotr. silv.		Geotr. sterc.		Geotr. vern.	
Tier	A h MEZ	Tier	A h MEZ	Tier	A h MEZ
KH 57	2o-21	KH 1oo	16-17	KH 1o4	19-2o
KH 61	1-2	KH 1o1	4-5	KH 1o5	3-4
KH 62	6-7	KH 1o2	9-1o	KH 1o6	12-13
KH 63	17-18	KH 1o9	19-2o	KH 97	o-1
KH 5	5-6	KH 11o	12-13	KH 98	15-16
KH 6	12-13	KH 111	9-1o	KH 99	15-16
N 43	6-7	N 1o3	21-22	N 1o7	4-5
N 6o	6-7	N 17	2o-21	N 96	4-5

Wie Abb. 11a-c als Beispiel zeigt, äußern sich die artspezifischen Unterschiede der drei KH-Gruppen vor allem in der Frequenz der Aktivitätsrhythmik, während die Grundform des Aktivitätsmusters bei allen Tieren im wesentlichen erhalten bleibt. Bei Geotrupes silvaticus (Abb. 10a) verschieben sich an aufeinanderfolgenden Tagen die Aktivitätsphasen längs der Zeitabszisse nach rechts, ebenso auch bei Geotrupes stercorarius (Abb. 11b), während sie bei Geotrupes vernalis (Abb. 11c) in entgegengesetzter Richtung driften. Demnach verlängern die beiden ersten Arten ihre Periodenlängen über 24 Stunden hinaus, Geotrupes vernalis aber verkürzt sie offenbar.

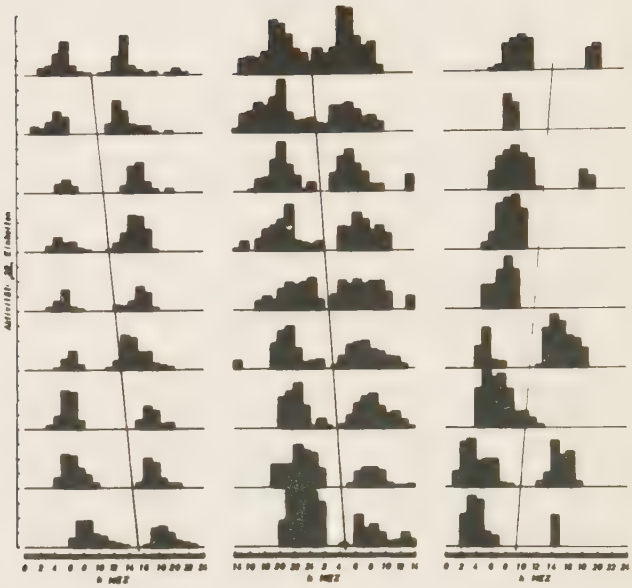

Abb. 11a-c: Verschiebung der Aktivitätsphasen gegenüber der Ortszeit bei je einem KH-Tier an aufeinanderfolgenden Tagen im DD.
a) Geotrupes silvaticus (22.3.- 3o.3. 1963),
b) Geotrupes stercorarius (17.5.- 25.5. 1963),
c) Geotrupes vernalis ((17.5.- 25.5. 1963).

Die Tabellen 4, 5 und 6, in denen die mittleren Perioden-längen der Einzeltiere der drei Arten (KH- und N-Tiere) dargestellt sind, besagen dasselbe; ein Individuum von Geotrupes vernalis hielt allerdings während der ganzen Versuchszeit eine Periodenlänge von genau 24 Std. ein.

Tab. 4: Mittlere Periodenlänge ($\bar{P}$) in Std. bei Geotrupes silvaticus in DD. n = ausgewertete Perioden.

Datum	Tier	$\bar{P}$	n
	KH 57	24,33	9
22.3. -	N 6o	24,66	9
31.3. 63	KH 61	24,22	9
	KH 62	24,66	9
22.3. -	KH 63	24,1o	8
3o.3. 63	N 43	24,5o	8
25.1o. -	KH 5	24,44	9
4.11. 63	KH 6	24,33	9

Tab. 5: $\bar{P}$ in Std. bei Geotrupes stercorarius in DD.

Datum	Tier	$\bar{P}$	n
	KH 1oo	24,37	8
16. 5. -	KH 1o1	24,25	8
24.5. 63	KH 1o2	24,25	8
	N 1o3	23,62	8
28.5. -	KH 1o9	24,3	1o
7.6. 63	KH 11o	24,2	1o
	KH 111	24,3	1o

Tab. 6: $\bar{P}$ in Std. bei Geotrupes vernalis in DD.

Datum	Tier	$\bar{P}$	n
	KH 96	23,62	8
17.5. -	KH 97	23,5	8
25.5. 63	KH 98	23,o	8
	N 99	23,62	8
	N 1o4	23,33	6
28.5. -	KH 1o5	23,5	6
3.6. 63	KH 1o6	23,31	7
	KH 1o7	24,o	6

Tab. 7: Mittlere Periodenlänge ($\bar{P}$) in DD bei Geotrupes silvaticus (G.s.), Geotrupes vernalis (G.v.) und Geotrupes stercoraius (G.st.).
S = Streuung, n = Anzahl der Perioden.

	$\bar{P}$	S	n	p
G.s.	24,4	2,64	7o	o,o2
G.v.	23,46	1,57	57	
G.st.	24,2	1,73	62	o,o2

In Tab. 7 sind die Befunde für die drei Arten nochmals zusammengefaßt, während Abb. 12a-c die Häufigkeit aller in DD beobachteten Periodenlängen wiedergibt.

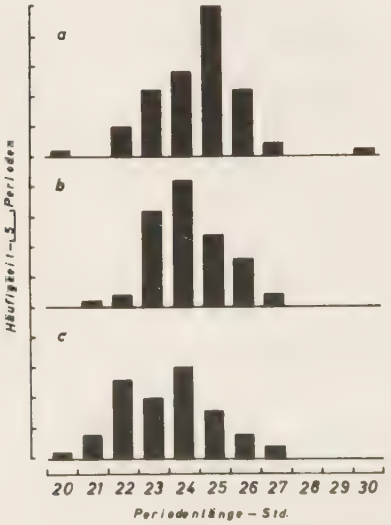

Abb. 12a-c: Häufigkeit aller in DD auftretender Perioden=längen von a) Geotrupes silv., b) Geotrupes stercoraius, c) Geotrupes vernalis

Mit dem t-Test ließ sich die mittlere Periodenlän=ge von Geotrupes vernalis jeweils mit einem p o,o2 o,ol gegen die Mittel=werte der Spontanfrequen=zen der beiden anderen Arten absichern. Für diese untereinander war mit dem vorliegenden Zahlenmate=rial ein signifikanter Unterschied nicht nachzu=weisen.
Betrachtet man endlich die Tageshöchstwerte der Aktivität von KH- und N-Tierenan aufeinanderfol=genden Tagen hinsichtlich ihrer zeitlichen Lage (Abb. 13 - 15), so zeigt sich bei Geotrupes silva=ticus (Abb. 13) und Geo=trupes stercorarius

(Abb. 14) eine Verschiebung der Ordinatenwerte nach oben, was einer Verlängerung der Periodenlänge über 24 Stunden hinaus entspricht (vergl. Aschoff 1959 a u. b); bei Geotrupes vernalis verschieben sich die Werte in entgegengesetzter Richtung (Verkürzung der Periode).
Der Anstieg bzw. Abfall der Kurven der Abb. 13 - 15 ist jedoch keineswegs so gleichmäßig, wie man es im Idealfall einer gleichbleibenden Periodenlänge erwartet hätte; vielmehr kann die Periodenlänge von einem Tag zum anderen beträchtlich schwanken: Man hat den Eindruck eines Oszillierens um einen einzuregelnden "Sollwert" der Periodenlänge.

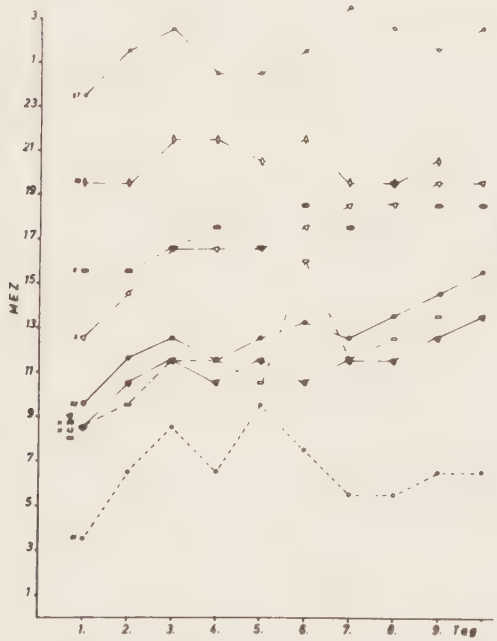

Abb. 13: Zeitliche Lage der Aktivitätsspitzen versch. KH- u. N-Tiere von Geotrupes silvaticus an aufeinanderfolgenden Tagen im DD. 22. 3.- 31. 3. 1963
KH 5 und 6: 25. 10.- 4. 11. 1962

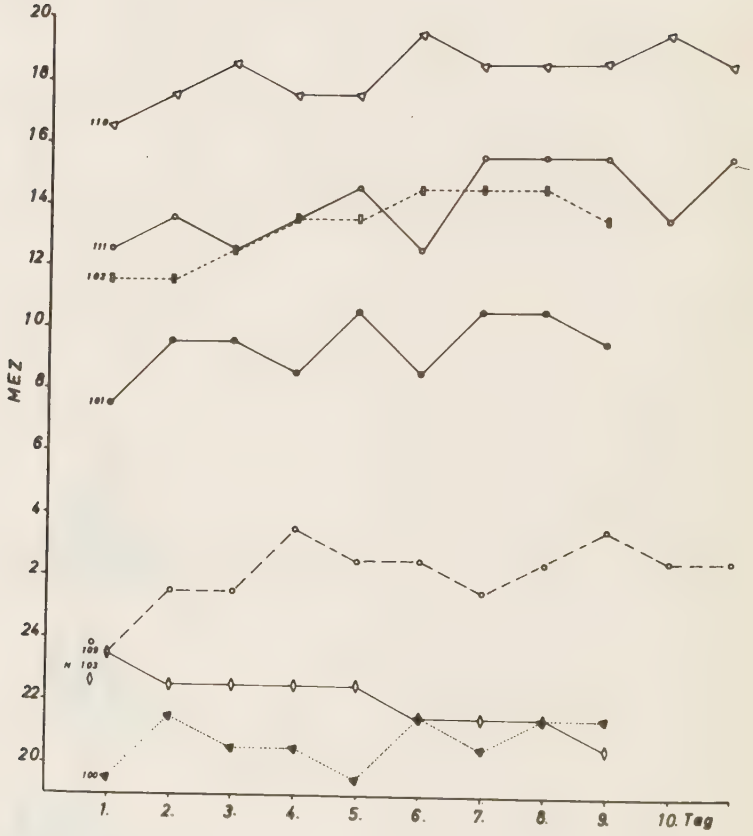

Abb. 14: Zeitliche Lage der Aktivitätsspitzen versch. KH- und N-Tiere von Geotrupes stercorarius an aufeinanderfolgenden Tagen im DD. KH 100, 101, 102, N 103: 16.5.- 24.5. 1963; KH 109, 110, 111: 28.5.- 7.6. 1963

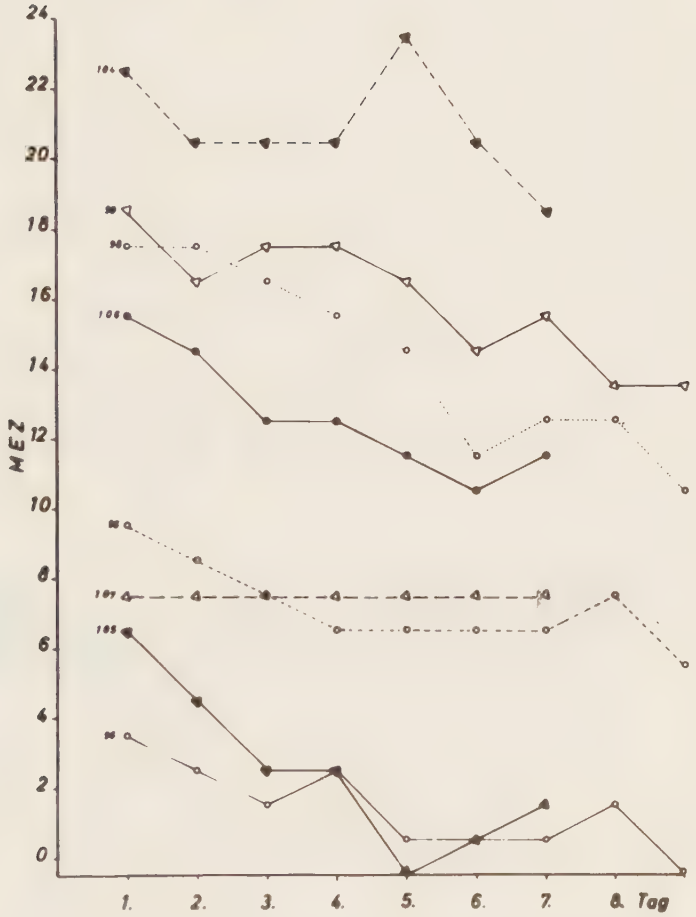

Abb. 15: Zeitliche Lage der Aktivitätsspitzen versch. KH- und N-Tiere von Geotrupes vernalis an aufeinander= folgenden Tagen im DD. KH 96, 97, 98, N 99: 17.5.- 25.5. 1963; N 1o4, KH 1o5, 1o6, 1o7: 28.5.- 3.6. 1963

7) Aktivität im Dauerlicht verschiedener Intensität

In Vorversuchen verglich ich das Verhalten von KH- und Normaltieren unter Dauerlichtbedingungen.
8 Normaltiere erhielten zunächst in der Versuchsapparatur einen 12/12-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel und wurden dann über die letzte Hellphase in Dauerlicht (LL) über= führt. Die Beleuchtungsstärke betrug loo lx. Alle Tiere verhielten sich grundsätzlich gleich: Der Beginn der Dauerbeleuchtung rief einen ähnlichen Effekt hervor wie beim Umstimmungsversuch mit hoher Lichtintensität: Der letzten Aktivitätsphase des Hell-Dunkel-Wechsels folgte unmittelbar ein weiterer Aktivitätsschub, und die folgen= den Periodenlängen wichen in typischer Weise von 24 Std. ab. Die mittleren Periodenlängen lagen zwischen 24,8 und 25,2 Stunden. In Abb. 16 ist der typische Verlauf der

Abb. 16: Aktivitätsverlauf eines Geotrupes silvaticus beim Übergang vom 12/12-Std.-Tag zu Dauerlicht. Beleuchtungsstärke = loo lx. Ordinate: Re= gistrierausschläge (Einheit=2o Ausschläge) Abszisse: Ortszeit

Aktivität eines Einzeltieres von Geotrupes silvaticus beim Übergang von Wechselbeleuchtung zu Dauerlicht dar= gestellt.
Die KH-Tiere wurden zunächst in DD geprüft. Wie schon erwähnt, sind unter diesen Bedingungen keine Beziehungen zwischen dem Aktivitätsverlauf und der Uhrzeit zu erken= nen. Bot ich einem solchen Tier am Ende seiner aktiven

Phase Dauerlicht von loo lx, so verhielt es sich so wie ein Normaltier, das zuvor im 12/12-stündigen Kunsttag gelebt hatte und über die letzte Hellphase in Dauerlicht gelangt war: Dem letzten Aktivitätsschub folgte unmittelbar ein größerer zweiter, und die nächsten Perioden waren im Durchschnitt länger als im Dauerdunkel. Auch wenn das Dauerlicht während anderer Phasen des Aktivitätsverlaufs begann, stimmte das Aktivitätsbild von KH-Tieren und Normaltieren überein.

Bot ich den KH-Tieren einen 12/12-Std.-Tag (Hellphase loo lx), so war die Laufaktivität der Käfer nach 24 bis 48 Stunden mit dem Hell-Dunkel-Wechsel synchronisiert. Im anschließenden Dauerlicht hielten die Tiere eine von der Beleuchtungsstärke abhängige Periodenlänge ein.

Aus diesen Vorversuchen war zu folgern, daß das Verhalten von KH- und Normaltieren auch in bezug auf die in LL schließlich eingestellten Spontanfrequenzen grundsätzlich übereinstimmt. Auch die verschiedenen Ausgangsbedingungen scheinen den in LL "freilaufenden" Aktivitätsrhythmus nicht zu beeinflussen. In den Hauptversuchen wurde daher die lokomotorische Aktivität von KH- und N-Tieren zunächst im künstlichen Belichtungswechsel synchronisiert, danach bot ich ihnen über die letzte Lichtphase Dauerlicht verschiedener Intensität.

Die Dauerlichtaktivität von Geotrupes silvaticus war bei 24 geprüften Käfern grundsätzlich gleich. Wie Abb. 17a als Beispiel erkennen läßt, sind die Aktivitäts- und die Ruhezeiten sehr scharf voneinander getrennt. In der Aktivitätsphase lassen sich fast immer zwei Maxima deutlich beobachten. Das Aktogramm zeigt weiterhin, daß die Maxima, bezogen auf die Uhrzeit, jeden Tag etwas später auftreten. Im dargestellten Beispiel bei Dauerlicht von 425 lx errechnete sich

für Geotrupes silvaticus eine mittlere Periodenlänge von 26 Stunden. Bei anderen Beleuchtungsstärken trat

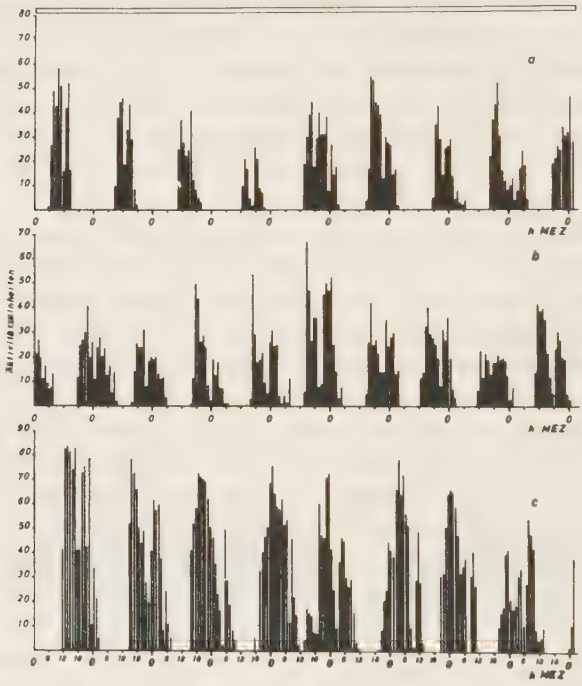

Abb. 17a-c: Laufaktivität der KH-Tiere im LL an aufeinanderfolgenden Tagen von a) Geotrupes silvaticus (13.2.- 22.2.1963; 425 lx), b) Geotrupes stercoraius (17.6.- 25.6. 1963; 5o lx), c) Geotrupes vernalis (1.7.- 19.7. 1963; 425 lx).

die Periodik ebenfalls deutlich in Erscheinung; auch hier war der Aktivitätsverlauf diphasisch. Wie Abb. 18 als Beispiel zeigt, verschieben sich jedoch die Aktivitätsphasen von Geotrupes silvaticus an aufeinanderfolgenden Tagen umso stärker nach vorwärts, je höher die Intensität

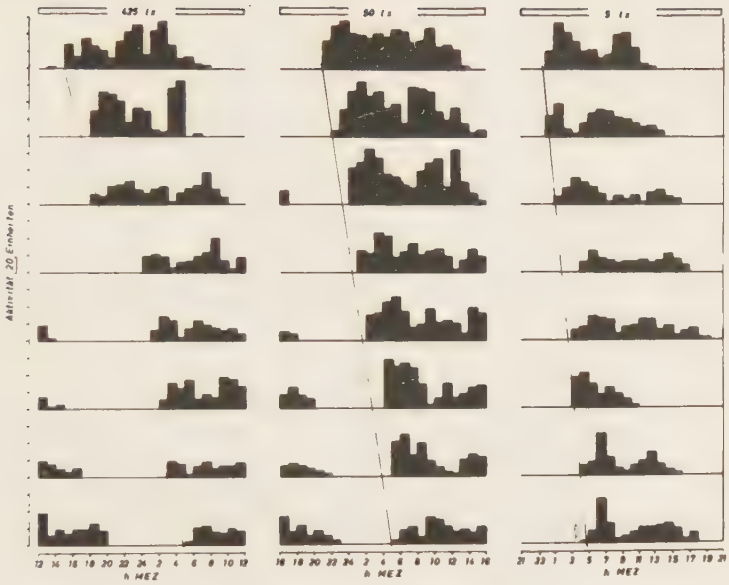

Abb. 18: Verschieden starke Verschiebung der Aktivitäts= phasen bei Geotrupes silvaticus im LL unter= schiedlicher Stärke an aufeinanderfolgenden Versuchstagen. Zur Veranschaulichung des "Driftens" sind die Aktivitätsanfänge des ersten und letzten Versuchstages jeweils durch eine gerade Linie verbunden.

des Dauerlichtes wird: In Tab. 8a-e sind die mittleren Periodenlängen aller untersuchten Tiere für den Intensitätsbereich 5 - 425 lx verzeichnet.

Tab. 8: Mittlere Periodenlänge ($\bar{P}$) in Stunden bei Geotrupes silvaticus in LL verschiedener Intensität. n = Anzahl ausgewerteter Perioden.

a:

LL 51x	Tier	$\bar{P}$	n
	43	24,8	5
	51	24,44	7
5.3.-	53	24,8	7
	54	24,66	7
15.3. 1963	57	25,o	7
	59	24,62	8
	6o	24,6	5

b:

LL 5o 1x	Tier	$\bar{P}$	n
	43	25,o	9
14.1.-	44	24,9	1o
	45	24,7	13
7.2. 1963	47	25,1	12
	48	25,3	12

c:

LL 1oo 1x	Tier	$\bar{P}$	n
24.4.-	8o	25,25	8
	81	25,37	8
2.5. 1962	84	25,15	8

d:

LL 2oo 1x	Tier	$\bar{P}$	n
	87	25,44	9
3.5.-	89	25,7o	9
	9o	25,44	9
16.5. 1963	91	25,37	6
	92	25,5o	5

e)

LL 425 1x	Tier	$\bar{P}$	n
13.2.-	51	26,o	11
	52	25,66	11
26.2. 1963	53	25,73	11
	54	25,7	1o

Tab. 9 faßt die Befunde zusammen: Die Periode verlängert sich mit steigender Beleuchtungsstärke.

Tab. 9: Mittlere Periodenlängen ($\bar{P}$) bei verschiedenen Beleuchtungsstärken (lx) von Geotrupes silvaticus
S = Streuung, n = Anzahl ausgewerteter Perioden.

lx	$\bar{P}$	S	n
5	24,66	1,95	45
5o	25,o7	2,o2	56
1oo	25,29	1,89	24
2oo	25,49	2,12	38
425	25,79	1,88	43

Trägt man den Logarithmus der Beleuchtungsstärke gegen die zugehörigen Periodenlängen auf (Abb. 19), so ist die Verbindungslinie aller Einzelpunkte eine Gerade. Für den Waldmistkäfer Geotrupes silvaticus ist somit der exponentielle Zusammenhang zwischen der Periodenlänge und der Beleuchtungsstärke des Dauerlichtes im Bereich von 5 - 425 lx erwiesen.

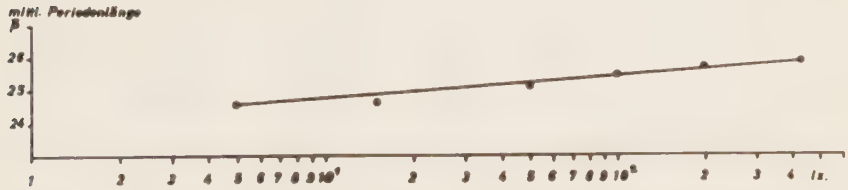

Abb. 19: Mittlere Periodenlänge von Geotrupes silvaticus als Funktion der Beleuchtungsstärke.
Ordinate: Mittlere Periodenlänge
Abszisse: log. der Beleuchtungsstärke
Der Wert für eine Beleuchtungsstärke von 15 lx wurde der Arbeit von Geisler (1961) entnommen.

Weitere wichtige Parameter der Tagesperiodik sind nach Aschoff und Wever (1963) das Verhältnis von Aktivitäts=zeit zur Ruhezeit und die Aktivitätsmenge pro Periode unter verschiedenen konstanten Bedingungen.
Beide Werte sind für die Laufaktivität der Käfer nur schwer zu bestimmen, da die Versuchsmethodik es bisher nicht erlaubte, einzelne Käfer in mehreren Versuchsrei=hen hintereinander zu prüfen. Die individuellen Unter=schiede, besonders in der Gesamtaktivität, sind so groß, daß nur umpfangreiche Untersuchungen, die sich über das ganze Jahr erstrecken und nach Möglichkeit an Einzeltie=ren durchgeführt werden müssen, gesicherte Ergebnisse versprechen.
Die bisher dazu vorliegenden Befunde sind vorbehaltlich weiterer Untersuchungen immerhin erwähnenswert:

Tab. 1o: α/φ-Verhältnis und Aktivitätsmenge/Periode ($\bar{A}$/P) bei verschiedenen Beleuchtungsstärken im LL bei Geotrupes silvaticus ($\bar{A}$ in Aktivitätseinheiten).

lx	α/φ	$\bar{A}$/P	n
5	2,29	394	45
5o	3,97	512	56
2oo	2,88	477	38
425	1,49	418	43

Wie Tab. lo belegt, ändert sich das α/φ -Verhältnis und die Gesamtaktivität pro Periode nicht gleichmäßig mit steigender Intensität des Dauerlichtes, wie es Aschoff und Wever (1963) für Buchfinken nachwiesen:
Bei Geotrupes silvaticus erhöhen sich zunächst mit stei=gender Intensität Aktivitätszeit und Gesamtaktivität pro Periode ganz erheblich, sinken aber schließlich bei weiterer Erhöhung der Beleuchtungsstärke wieder ab.
Es scheint demnach für beide Größen einen optimalen Bereich der Beleuchtungsstärke des Dauerlichtes zu geben.

Für die Dauerlichtaktivität von Geotrupes vernalis gilt im Prinzip das gleiche wie für den Waldmistkäfer. Die Aktivitäts- und Ruhephase (Abb 17c) sind scharf voneinander getrennt, und der Aktivitätsverlauf ist diphasisch. Auch hier werden die Perioden mit steigender Beleuchtungsstärke länger.

Das Verhalten von Geotrupes stercorarius wich jedoch in LL stark von dem der beiden anderen Arten ab. Nur ein Tier zeigte bei einer Beleuchtungsstärke von 5o lx ein periodisch sich wiederholendes Aktivitätsmuster mit ausgeprägten Ruhe- und Aktivitätsphasen (Abb. 17b). Der Aktivitätsverlauf war diphasisch , und die mittlere Periodenlänge betrug 21,5 Stunden.

15 weitere Tiere waren in LL entweder mehr oder minder dauernd aktiv, oder sie zeigten einzelne Aktivitätsschübe, die in unregelmäßigen Abständen aufeinander folgten.

Da diese nachtaktiven Tiere normalerweise stark negativ phototaktisch reagieren und sich sofort durch Eingraben dem Licht entziehen, kann dieser unregelmäßige Verlauf der Aktivität durch eine dauernde "Fluchtstimmung" bedingt sein, die durch die Lichteinwirkung ausgelöst wird. Bei Geotrupes stercorarius soll daher die lokomotorische Aktivität mit einer etwas abgeänderten Methode, wobei der Käfer sich dem Licht entziehen kann, in weiteren Versuchen geprüft werden.

Erörterung der Befunde

1) Die vorliegende Untersuchung wurde vor allen Dingen durch zwei Umstände begünstigt: Erstens ermöglichte die Fortpflanzungsbiologie der Mistkäfer, bei der Aufzucht erfahrungsloser Kaspar-Hauser-Tiere "natürliche" konstante Bedingungen auszunutzen, da die Gesamtentwicklung der Tiere 2o - 8o cm tief im Erdboden innerhalb der Brutballen in völliger Dunkelheit abläuft. Zweitens zeigten die Vorversuche, daß jede der drei untersuchten Arten in allen Versuchsbedingungen jeweils ein typisches Aktivitätsmuster entwickelt, dessen Elemente leicht zu identifizieren und miteinander zu vergleichen sind.

2) Die Ergebnisse an KH-Tieren der drei Arten stimmen grundsätzlich insofern überein, als alle vom Schlüpftage an ein periodisch wiederkehrendes Aktivitätsmuster vom Typ des "Bigeminus" zeigen. Die endogene Tagesrhythmik der Aktivität, die schon Geisler (1961) in konstanten Bedingungen bei Geotrupes silvaticus beobachtet hatte, ist demnach allen drei Arten voll angeboren und bedarf keines Anstoßes von außen, um in Gang gesetzt zu werden. Darin sind unsere Befunde mit denjenigen von Hoffmann (1957b) und Aschoff (1954) an vom Ei ab unter konstanten Bedingungen aufgezogenen Eidechsen bzw. Küken vergleichbar. Ob auch bei den Geotrupesarten abnorme Licht-Dunkel-Wechsel nach dem Schlüpfen, ähnlich wie bei Eidechsen nach Hoffmann, ohne Einfluß auf die Reifung der endogenen circadianen Periodik sind, bliebe in weiteren Versuchen zu prüfen. Für das Angeboren-Sein der Rhythmik spricht indessen sowohl die Tatsache, daß sie in Dauerdunkel wohl zeitlebns persistiert, als auch ihre völlige Loslösung von der Tageszeit, die gerade die Periodik der KH-Tiere gegenüber den Normaltieren kennzeichnet. Gerade dieser

Umstand scheint auch erneut gegen die Beteiligung unbekannter, möglicherweise kosmischer Faktoren zu sprechen.

3) Darüberhinaus enthalten unsere Befunde auch manche Hinweise darauf, daß nicht nur die circadiane Periodik als solche angeboren ist, sondern daß auch die wesentlichsten Merkmale des Aktivitätsmusters (Bigeminus u.a) im Genotypus zum mindesten der Gattung fixiert sind. Die Artspezifität des Aktivitätsmusters äußert sich dagegen weniger in den typischen Strukturmerkmalen als vielmehr in der Zuordnung des Offenbar gattungsspezifischen Grundmusters zu biologisch wichtigen, von der Lebensweise bestimmten Tageszeiten: Geotrupes silvaticus und Geotrupes vernalis sind tagaktiv, Geotrupes stercorarius nachtaktiv, doch kommen diese Unterschiede in der Struktur des Aktivitätsmusters überhaupt nicht zum Ausdruck. Das "Artmuster" der Aktivität würde sich allerdings an Hand allein der lokomotorischen Aktivität ohnehin kaum exakt genug bestimmen lassen. Der Befund von Geisler (1961), wonach das erste Maximum der Aktivität labiler als das zweite sein und dem jeweiligen Beginn der bürgerlichen Dämmerung folgen sollte, ließ sich wohl aus diesem Grunde in unseren Versuchen nicht bestätigen, es zeigte sich vielmehr, daß in einem dämmerungslosen Hell-Dunkel-Wechsel, sowie unter Dauerbedingungen ein typisches Aktivitätsmuster ausgebildet wird, in welchem die Lage der Aktivitätsmaxima relativ zueinander annähernd konstant bleibt. Dagegen zeigte sich in unseren Versuchen bei Geotrupes silvaticus eine deutliche Abhängigkeit der Amplitude des ersten Maximums vom Hungerzustand der Tiere. Dies weist auf eine physiologische Ungleichwertigkeit beider Gipfel hin. Meinen Befunden nach kann man den Bigeminus als angeborenes Grundmuster der Aktivität aller drei untersuchten Geotrupesarten ansehen.

4) Nach der "circadianen Regel" (Aschoff) sollte Licht auf die endogene Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere entgegengesetzt wirken. Wie schon in der Einleitung bemerkt, scheinen gerade die Arthropoden im Rahmen dieser Regel eine Sonderstellung einzunehmen; aber auch bei Wirbeltieren gibt es (Aschoff 1954b) Ausnahmen davon: So zeigen tagaktive Küken im Dauerlicht überraschenderweise eine Periodenverlängerung. Unsere Befunde an drei Geotrupesarten lassen sich nur zum Teil im Sinne der "Aschoff - Regel" interpretieren: Die Periode der beiden tagaktiven Arten Geotrupes silvaticus und Geotrupes vernalis verlängert sich im Dauerlicht im Intensitätsbereich 5 - 425 lx mit dem Logarithmus der Beleuchtungsstärke. Die nachtaktive Art Geotrupes stercorarius zeigt, sofern im Dauerlicht überhaupt eine Periodik eintritt, eine wesentliche Verkürzung der Periode gegenüber den Dauerdunkelverhältnissen.

5) Das Verhalten der Käfer im phasenverkehrten Tag fügt sich dagegen gut in den Rahmen der bisher im wesentlichen an Wirbeltieren durch Aschoff und seine Schule entwickelten Vorstellungen. Danach hängt die Zeit, die notwendig ist, um den Organismus mit bestimmten Zeitgeberphasen zu synchronisieren, im wesentlichen von drei Faktoren ab: 1. Stärke des Zeitgebers, 2. Stärke der endogenen Komponente und 3. Grad der Kopplung zwischen Organismus und Zeitgeber. Wie oben näher erläutert, spielt die Beleuchtungsstärke in der Hellphase zumindest bei Geotrupes silvaticus eine entscheidende Rolle: Je niedriger die Beleuchtungsstärke, desto länger dauert die Umstimmung, bis sie schließlich in der Nähe eines um o,5 lx liegenden Schwellenwertes überhaupt ausbleibt. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangten an Wirbellosen Brown und Webb (1949) sowie Brown, Fingerman und Hines (1954) bei der Chromatophorenperiodik der Winkerkrabbe Uca pugnax.

Die Nichtbeachtung der Intensitätsabhängigkeiten im Umstimmungsversuch kann zu Fehldeutungen hinsichtlich der Umstimmungszeit führen; vermutlich ist auch die relativ lange Umstimmungszeit, die Geisler (1961) bei Geotrupes silvatis fand, durch eine geringe Intensitätsdifferenz zwischen der Tag- und der Nachtphase zu erklären. Endlich mahnen unsere Befunde zur größeren Vorsicht bei der Beurteilung des "exogenen" bzw. "endogenen" Charakters einer diurnalen Rhythmik; wenn im Inversionsversuch eine relativ hohe Beleuchtungsstärke in der Hellphase die Umstimmung begünstigt, kann die Periodik mehr exogen erscheinen (Rensing 1960), obwohl sie, wie im Falle des Mistkäfers, in Wirklichkeit außerordentlich stark endogen verankert ist. Als weit bessere Kriterien erscheinen das Verhalten in konstanten Lichtbedingungen und die Ontogenese der diurnalen Rhythmik bei erfahrungslosen KH-Tieren.

6) Berücksichtigt man die schwingungstheoretischen Grundlagen der Tagesrhythmik (Wever 1962, 1963) sowie den Umstand, daß die lokomotorische Aktivität als nur eine der vielen rhythmischen Funktionen des Organismus lediglich begrenzte Aussagen über die physiologische Organisation der Tagesrhythmik erlauben, so können dennoch einige Ergebnisse der vorliegenden Arbeit als Grundlage weiterer Versuche zur Analyse der Tagesperiodik dienen: Es wäre aussichtsreich zu prüfen, ob in konstanten Beleuchtungsbedingungen auch bei anderen rhythmischen Erscheinungen derselben Versuchstiere Ausnahmen von der "Aschoff-Regel" bestehen. Ferner scheint die besondere Empfindlichkeit der Geotrupes-Aktivitätsperiodik gegenüber plötzlichen Beleuchtungsänderungen weitere Aussagen über die zugrundeliegenden Schwingungsprozesse zu ermöglichen.

Zusammenfassung

1) Die Laufaktivität der drei häufigsten einheimischen Geotrupesarten wurde im Normaltag und im 12/12-Stunden Kunsttag gemessen: Geotrupes silvaticus und Geotrupes vernalis sind während des Tages aktiv. Geotrupes stercorarius ist rein nachtaktiv.

2) Das Aktivitätsmuster aller drei Arten ist vom Typ des Bigeminus.

3) Bei Geotrupes silvaticus ist allein die Amplitude des ersten Maximums der lokomotorischen Aktivität vom Fütterungszustand der Käfer abhängig: Je hungriger die Tiere sind, desto größer ist sie.

4) Vom Ei ab unter konstanten Bedingungen aufgezogene Kaspar-Hauser-Tiere aller drei Arten zeigten im Dauerdunkel die typische Aktivitätsperiodik mit zwei ausgeprägten Maxima sofort nach der Imaginalhäutung. Sie erhält sich bei KH-Tieren und normal aufgewachsenen Käfern in konstanten Bedingungen zeitlebens und dürfte voll angeboren sein, wobei möglicherweise auch Teile des Aktivitätsmusters im Genotypus verankert sind.

5) Die Frequenz der Periodik ändert sich im Dauerdunkel bei allen drei Arten: Die mittleren Periodenlängen des tagaktiven Geotrupes silvaticus und des nachtaktiven Geotrupes stercorarius sind im DD etwas länger als 24 Stunden, der tagaktive Geotrupes vernalis zeigt dagegen im DD eine mittlere Periodenlänge von 23,4 Stunden.

5) Im Dauerlicht vergrößern beide tagaktivien Arten in einem Bereich von 5 - 425 lx ihre mittleren Perio= denlängen mit dem Logarithmus der Beleuchtungsstärke. Beim nachtaktiven Geotrupes stercorarius löst sich die Periodik in Dauerlicht anscheinend auf.

7) Einem inversen Hell-Dunkel-Wechsel folgt die Akti= vitätsrhythmik von Geotrupes silvaticus in ein bis acht Tagen. Die Umstimmungszeit hängt von der in der in der Hellphase gebotenen Beleuchtungsstärke ab: Bei 4oo lx waren die Käfer in 24 - 48 Stunden umgestimmt, bei 5o lx in 5 bis 7 Tagen, o,5 lx wirkten wie Dauerdunkel, wobei eine Spontanfrequenz von etwas mehr als 24 Stunden auftrat.

8) Die Rückumstimmung verläuft nur dann ebensoschnell wie die Umstimmung, wenn die Käfer vorher länger als vier Wochen im Inverstag gelebt hatten. Bei kürzeren Anpassungszeiten dagegen neigen sie zur rascheren Rückumstimmung.

9) Die experimentellen Befunde werden im Rahmen all= gemeiner Probleme der diurnalen Rhythmik sowie im Hinblick auf die Lebensweise der Versuchstiere diskutiert.

Literaturverzeichnis

Aschoff, J. (1951): 24-h-Periodik unter konstanten Umgebungsbedingungen. Naturwiss. 38, 506; ders. (1952): Frequenzänderungen im Dauerlicht und Dauerdunkel. Pflügers Archiv 255, 197; ders. (1955): Exogene und endogene Periodik bei Tier und Mensch. Naturwiss. 42, 569; Aschoff, J. und J. Meyer-Lohmann: Angeborene 24-h-Periodik beim Küken. Pflügers Archiv 260, 170; Aschoff, J. (1957): Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. Naturwiss. 44, 361; ders. (1958): Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. Z.f. Tierpsychologie 15, 1; ders. (1959): Periodik licht- und dunkelaktiver Tiere unter konstanten Umgebungsbedingungen. Pflügers Archiv 270, 9; Aschoff, J. und K. Honma (1959): Art- und Individualmuster. Z. vergl. Physiol. 42, 383; Aschoff, J. (1960): Componends in circadian rhythms. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 25, 11; Aschoff, J., I. Diehl, U. Gerecke und R. Wever (1962): Aktivitätsperiodik von Buckfinken unter konstanten Bedingungen. Z. vergl. Physiol. 45, 605; Aschoff, J. (1962): Spontane lokomotorische Aktivität. Handbuch der Zoologie 8, II (4) 1-74; Aschoff, J. und R. Wever (1962): Aktivitätsmenge und α/β -Verhältnis als Meßgröße der Tagesperiodik. Z. vergl. Physiol. 46, 115; dies. (1962b): Über Phasenbeziehungen zwischen biologischer Tagesperiodik und Zeitgeberperiodik. Z. vergl. Physiol. 46, 115; Benthley, E. W., D. L. Gunn and D. Ewer (1941): The biology and behaviour of Ptinus tectus Boie, a pest of stored products. I. The daily rhythm of locomotory activity, especially in relation to light and temperature. J. of exp. Biol. 18, 182; Bethe, A. (1938): Rhythmik und Periodik. Pflügers Archiv 239, 41; ders. (1941): Biologische Rhythmusphänomene. Pflügers Archiv 244, 1; ders. (1943): Die periodische Unterbrechung rhythmischer Vorgänge im Vergleich zu ähnlichen Vorgängen an elektr. Kipp-

systemen. Pflügers Archiv 246, 485; Birukow, G. (1955): Angeborene und erworbene Verhaltensanteile relativ einfacher Verhaltensweisen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Erlangen 1955, 34; ders. (1960): Innate types of chronometry in insect orientation. Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol. 25, 403; ders. (1963): Aktivitäts- und Orientierungsrhythmik beim Kornkäfer Calandra granaria. Z. f. Tierpsychol. 1963 (im Druck); ders. (1962): Tages- und Lunarperiodizität der Aktivität und Orientierung des Kornkäfers Calandra granaria. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1962, 269; Brown, F. A. und H. M. Webb. (1949): Studies of the daily rhythmicity of the fiddler crab, Uca. Physiol. Zoöl. 22, 136; Brown, F. A. and Hines (1952): Modifications in the diurnal pigmentary rhythm of Uca modified by continuous illumination. Physiol. Zoöl. 25, 65; Brown, F. A., M. Fingerman and M. N. Hines (1954): A study of the mechanism involved in shifting of the phases of endogenous daily rhythm by light stimulus. Biol. Bull. 106, 308; Brown, F. A., H. M. Webb and M. F. Bennett (1955): Proof for the endogenous component in persistant solar and lunar rhythmicity in Organisms. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 41, 93; Brown, F. A. (1959): Living clocks. Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol. 25, 29; Bruce, V. G. Environmental entrainment of circadian rhythms. Science 130, 1535; Bünning, E. (1932):Über die Erblichkeit der Tagesperiodizität bei den Phaseolus-Blättern. Jb. Bot. 77, 283; ders. (1935): Zur Kenntnis der endonomen Tagesrhythmik bei Insekten und Pflanzen. Dtsch. bot. Ges. Ber. 53, 594; Bünning, E. (1963): Die physiologische Uhr. Springer, Berlin-Heidelber-Göttingen 1963; Bünning, E. und G. Joerrens (1962): Versuche über den Zeitmeßvorgang bei der photoperiodischen Diapause-Induktion von Pieris brassicae. Z.f. Naturfschg. 17b, 57; De Coursey, P. I. (1960): Phase control of Activity. Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol. 25, 49

Danzer, A. (1956a): Freilanduntersuchungen zur Aktivität, Leistung und Ernährung von Geotrupes silvaticus. Naturwiss. 43, 476; Eidmann, H. (1956): Über rhythmische Erscheinungen bei der Stabheuschrecke Carausius morosus. Z. vgl. Physiol. 38, 37o; Fisher, K. C. and M. E. Needler (1957): Spontaneous activity of the Lemming. J. cell. comp. Physiol. 5o, 293; Geisler, M. (1961): Untersuchungen zur Tagesperiodik des Mistkäfers Geotrupes silvaticus. Z.f. Tierpsychol 18, 389; Gunn, D. L. (194o): The daily rhythm of activity of the cockroach, Blatta orientalis L. J. exp. Biol. 17, 267; Halberg, Fr. (1959): Physiologic 24-hour-periodicity In: Photoperiodism and related phenomena. Withrow, Wash. 1959; Hempel, G. und E. Brehm (1952): Untersuchungen tagesperiodischer Aktivitätsschwankungen bei Käfern. Naturwiss. 39, 265; Hempel, G. und E. Hempel (1955): Über die tägliche Verteilung der Laufaktivität bei Käfern des hohen Nordens. Naturwiss. 42, 77; Hoffmann, K. (1957): Angeborene Tagesperiodik. Naturwiss. 44, 359; ders. (1959): Aktivitätsperiodik bei Eidechsen. Z. vgl. Physiol. 42, 422; ders. (196o): Versuche zur Analyse der Tagesperiodik. I. Der Einfluß der Lichtintensität. Z. vgl. Physiol. 43, 544; ders. (1963): Zur Beziehung zwischen Phasenlage und Spontanfrequenz bei der endogenen Tagesperiodik. Z. f. Naturfschg. 18b, 154; Klug, H. (1958): Periodizität und Autochronie als zeitregelnde Eigenschaft der Organismen. Biol. Generalis (Wien) 11, 114; Kalmus, H. (1938): Die tagesperiodisch berlaufenden Vorgänge an der Stabheuschrecke (Dixipus morosus) und ihre experimentelle Beeinflussung. Z. vgl. Physiol. 25, 494; Meyer-Lohmann, J. (1955): Einfluß täglicher Futtergaben auf die 24-Std-Periodik. Pflügers Archiv 266, 292; Mitchel, D. F. and C. Epling (1951): The diurnal Periodicity of Drosophila pseudoobscura in southern California. Ecology 32, 696; Moyat, P. (1957): Einfluß von Licht und Aktivität auf endogene Stoffwechselrhythmen. z. vgl. Physiol 4o, 397;

Ohaus, F. (19o9): Beiträge zur Kenntnis unserer einheimischen Roßkäfer. Dtsch. entom. Z. 19o9, 1o5; Pittendrigh, C. S. (1954): On temperature independence in the clock system controlling emergence-time in Drosophila. Proc Nat. Acad. Sci. Wash. 4o, 1o18; Pittendrigh, C. S. and V. G. Bruce (1959): Daily rhythms as couples oscillator system and their relation to thermoperiodism in "Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. Am. Ass. Adv. Sci. Wash.;Pittendrigh, C. S. (196o): Circadian organization. Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol. 25, 159; Rensing, L. und G. Birukow (1959): Orientierungsrhythmik und tagesperiodische Aktivität beim Wasserläufer Velia currens. Naturwiss. 46, 91; Rensing, L. (1961): Aktivitätsperiodik des Wasserläufers Velia currens F.. Z. vgl. Physiol. 44, 292; Semon, R. (19o5): Über die Erblichkeit der Tagesperiode. Biol. Cbltt. 25, 365; Tribukeit, B. (1956): Die Aktivitätsperiodik der weißen Maus im Kunsttag von 16-29 Stunden. Z. vgl. Physiol. 38, 479; Webb, M., F. A. Brown and M. I. Sandeen (1954): A modification in the frequency of the persistant daily rhythm of the fiddler crab. Anat. Rec. 12o, 796; Weber, E. (1961): Grudriß der biologischen Statistik. 4. Auflage, Fischer-Jena 1961; Wever, R. (1962): Zum Mechanismus der 24-Std.-Periodik. Kybernetik1, 139; ders. (1963): Zum Mechanismus der 24-Std.-Periodik II. Kybernetik 1, 213; Teichert, M. (1957): Soziale Instinkthandlungen einheimischer Geotrupini bei der Anlage ihrer Brutbauten. Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. VI, 1o45; ders. (1956): Nahrungsspeicherung von Geotrupes vernalis und Geotrupes stercorosus. Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. V, 669; ders. (1955): Biologie und Brutfürsorgemaßnahmen von Geotrupes mutator Marsh. und Geotrupes stercorarius L. Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat V, 187; ders.(1959): Zum Brutfürsorgeverhalten von Geotrupes vernalis. Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. VIII, 873

Lebenslauf

Personalien:

Hermann Warnecke, geboren am 15. 5. 1934 in Peine als Sohn des Volksschullehrers Hermann Warnecke und seiner Ehefrau Gerda geb. Burgdorf.

Staatsangehörigkeit:

Deutsch

Religionsbekenntnis:

evangelisch

Schulbildung:

1940 - 1944: Volksschule in Salzgitter-Bad
1945 - 1947: Oberschule für Jungen Salzgitter-Bad
1948 - 1954: Städtisches Gymnasium Goslar
Ostern 1954: Ablegung der Reifeprüfung

Hochschulbildung:

SS. 1954: Immatrikulation an der juristischen Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen.
Ab WS. 1954/55: Studium der Zoologie, Botanik, Chemie und Physik an der gleichen Universität.

Göttingen, den 31. 10. 1963